Año XIX Enero-Febrero 1963 Números 1-2

CIENCIA E INVESTIGACIÓN

Publicada por la Asociación Argentina para el Progreso de las Ciencias

Organo de Información del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

Publicado en mayo 1963.

Mecanismo y modalidades de la evolución biológica

JUAN HÉCTOR HUNZIKER

(Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires)

EL concepto de la evolución biológica es seguramente tan antiguo como el pensamiento humano mismo. Son muchas las pruebas que nos demuestran que el universo actual no es igual al que existió hace millones de años. La materia inanimada, el mundo de los organismos vivos, incluyendo la especie humana y sus actividades sociales e intelectuales, se han desarrollado gradualmente y se hallan en continua evolución. Se pueden distinguir, en consecuencia, los siguientes tipos de evolución: cósmica, biológica, humana y cultural.

En los últimos treinta años se ha producido un gran adelanto en la concepción del mecanismo del proceso evolutivo. Esto se ha logrado mediante una síntesis de conocimientos genéticos, estadísticos, taxonómicos, ecológicos, biogeográficos, paleontológicos, etc. Los distintos factores evolutivos, algunos de ellos descubiertos hace más de un siglo, han sido reexaminados en cuanto a su importancia y a su influencia en el proceso evolutivo.

En la actualidad la mayor parte de los evolucionistas (neodarwinismo moderno o teoría sintética) están de acuerdo en que,

Ciencia e investigación Nos 1-2.

por lo menos en lo que respecta a los animales y plantas superiores, la evolución resulta principalmente de una interacción entre cuatro procesos indispensables: mutación, recombinación génica, selección natural y aislamiento (Stebbins, 1959).

Dinámica evolutiva

Desde el punto de vista evolutivo los organismos se agrupan en *especies*, que pueden definirse como entidades integradas por individuos interfértiles, al menos potencialmente. Las especies están formadas por *poblaciones* de individuos, a veces adaptadas a habitats particulares (subespecies, ecotipos). Los individuos se hallan formados, en general, por numerosas *células*, que llevan en su interior los *cromosomas* o vehículos de la herencia. En los cromosomas, dispuestos en secuencia linear, se hallan los *genes* o partículas hereditarias. Cada organismo vivo recibe, en general, una dosis de cromosomas, y por ende de genes, de su progenitor materno y otra dosis de su progenitor paterno, a través de las células sexuales. A su vez trasmitirá aproximadamente la mitad de sus genes a sus hijos. En consecuencia, la trasmisión de genes de una generación a otra permite la trasmisión de los caracteres hereditarios. Cada individuo posee, por consiguiente, en los casos más simples de herencia, dos genes para un mismo carácter.

Cualquiera sea la composición de una gran población en equilibrio, que no esté sujeta a procesos de mutación, selección natural y migración diferencial, *la proporción de sus genes permanecerá inalterada de generación en generación*. Este principio evolutivo fundamental se denomina Ley de Hardy-Weinberg y fué descubierto en 1908 por Hardy en Inglaterra y Weinberg en Alemania.

Supongamos una población de polillas en la que sus dos genes *A* y *a* determinan dos tipos diferentes de coloración, uno negro uniforme, el otro manchado de gris y castaño. Si partimos de una población compuesta de 50% de cada uno de los dos genes, y en ausencia de selección natural, mutación o migración, la proporción de ambas alternativas será siempre 50%. Si hay cambios en la frecuencia relativa de ambos genes se deberá a la acción de alguno de los procesos ya mencionados. Si las frecuencias de todos los genes de todas las poblaciones de organismos vivos permaneciera constante, la evolución biológica no podría ocurrir. La ley de Hardy-Weinberg describe sólo el equilibrio estático de las poblaciones y es una concepción ideal que se refiere a poblaciones infinitamente grandes. En la realidad no existen poblaciones que se hallen en equilibrio estático como el que hemos descripto debido a que no se encuentran libres de la acción de los factores evolutivos (mutación, selección, etc.). En general, las poblaciones se hallan sujetas a continuos cambios en la frecuencia de los genes debido a los factores ya mencionados, o bien alcanzan un equilibrio dinámico que depende de la interacción de estos factores evolutivos. Cuando varía la fuerza de algunos de estos factores la constitución de la población se desplaza de un equilibrio a otro. Desde el punto de vista de la genética *la evolución biológica es básicamente todo cambio o alteración de la frecuencia de los genes o de la composición genética de las poblaciones.*

Factores evolutivos

Los factores que determinan el ritmo y la dirección de la evolución son los siguientes: mutación, recombinación genética, selección natural, aislamiento, desviaciones genéticas al azar.

I) *Mutación*

Una de las características de la materia viva es la propiedad de la autoduplicación. Mediante este proceso se originan copias de los genes, que eventualmente pasan de padres a hijos. Los genes se originan de otros genes aunque el material para su síntesis proceda del exterior del organismo. La herencia se debe en esencia a una exacta duplicación de los genes. Cuando ocasionalmente se produce una falla en la duplicación del material hereditario, que pasa de una generación a otra, se produce

una mutación. La mutación puede definirse como todo cambio repentino del material hereditario, que no es debido a recombinación genética ni a segregación.

Si el cambio afecta las unidades hereditarias o genes, se trata de mutaciones génicas o de punto, llamadas de esta última manera, por afectar solamente el lugar del cromosoma donde se halla ubicado el gen en cuestión (alteración química del ácido desoxirribonucleico en ese punto). El gen modificado reproducirá su estructura de la misma manera que el primitivo.

En forma similar a lo que ocurre con los genes, el cromosoma generalmente se divide y se reproduce exactamente, pero a veces un cromosoma puede resultar alterado por la pérdida o duplicación de algunos de sus genes, por la transferencia de un trozo de cromosoma a otro (translocación) o por la inversión de un sector.

También puede haber cambios del número de cromosomas (poliploidía, aneuploidía). Tanto las alteraciones estructurales como las numéricas son cambios mutacionales.

El proceso mutacional es importante pues es la fuente de origen de nuevas variaciones hereditarias y provee a la evolución de nueva materia prima. Aunque los cambios hereditarios repentinos fueron conocidos por Darwin, quien los denominó *sports*, el término *mutación* fué usado por De Vries en 1901. Este último autor atribuyó a las mutaciones de grandes efectos discontinuos un rol importante en su teoría evolutiva. Defendieron este punto de vista además de De Vries, Bateson y otros contemporáneos. Siguiendo esa línea se llegó incluso a aceptar a la Teoría de la Mutación de De Vries como un sustituto más moderno de la teoría de Darwin de la Selección Natural. Estudios posteriores han demostrado que existen mutaciones con toda clase de efectos en el organismo, desde aquellos muy leves, difíciles de detectar, a las que determinan cambios drásticos, a veces incompatibles con la vida (mutaciones letales). En la actualidad la opinión más difundida entre los genetistas es la de que las mutaciones de pequeños efectos son, en general, las de mayor importancia evolutiva por ser menos drásticas.

Dentro de las mutaciones génicas pueden distinguirse —entre otras— las que tienen efectos dominantes y aquellas con efectos recesivos. La mayor parte de las mutaciones tienen efectos recesivos, vale decir son dominadas por el gen normal. Como todo individuo tiene dos dosis de cromosomas, y por lo tanto de genes, una mutación recesiva raramente se manifestará en la generación en que ocurre sino más adelante cuando por endocría (consaguinidad) los dos genes recesivos se acoplen y el carácter se manifieste.

La mayoría de las anomalías hereditarias que afectan al hombre tales como el daltonismo, la hemofilia, albinismo, sordomudez, idiotez, se han originado como mutaciones recesivas de genes normales. Las mutaciones son casi siempre perjudiciales para cualquier organismo que se halla bien adaptado a un ambiente en el que ha vivido por cierto tiempo. Sin embargo, el gran valor adaptativo y evolutivo de la mutación y de la recombinación genética, reside en proveer a la especie de variación genética que puede tener gran importancia en el caso de un cambio ambiental.

La historia de la tierra está llena de cataclismos (movimientos orogénicos, emergencia de continentes, ingresiones marinas, etc.); en esas nuevas situaciones o frente a cualquier otro tipo de cambio ambiental la especie debe poseer variación genética para no extinguirse, adaptarse y colonizar nuevos habitats.

Desde el punto de vista evolutivo es interesante destacar que las mutaciones recesivas pueden existir en las poblaciones en forma críptica, enmascaradas por los dominantes normales. La selección natural no puede actuar contra los heterocigotas o individuos portadores de un recesivo y un dominante.

Chetvericov predijo en 1926, sobre bases teóricas, que bajo el aspecto uniforme de las poblaciones naturales podría esperarse una considerable variación genética, es decir, recesivos escondidos.

Esto ha sido plenamente confirmado experimentalmente en varias moscas del género *Drosophila*. Muller (1955) ha calcu-

lado, sobre la base de cicrtas suposiciones, que todo ser humano es portador de alrededor de 8 genes defectuosos recesivos, que no manifiestan sus efectos por estar enmascarados por el gen dominante normal correspondiente.

La frecuencia de mutación para un mismo gen es relativamente baja, en general del orden 1×10^{-5} a 1×10^{-6}, vale decir que de cada 100.000 - 1.000.000 genes, uno habrá mutado. Cuando un gen *a* muta hacia *A* las proporciones relativas de ambos genes en la población habrán cambiado, aunque este cambio es casi insignificante. De ahí, que el rol del proceso mutacional en la alteración de las frecuencias de los genes sea muy poco importante.

En 1928 Muller descubrió que los rayos X aumentan la frecuencia mutacional. Desde estonces estos resultados se han extendido a otros tipos de radiaciones ionizantes, temperatura y a algunas sustancias químicas.

En la actualidad, el genetista puede inducir mutaciones en los seres vivos pero no puede dirigir el proceso a su antojo. Las mutaciones naturales y artificiales se producen enteramente al azar en cuanto al gen mutante y a la dirección en que mutará.

El aumento de variabilidad producida por mutación está siendo aplicado a plantas útiles para provocar, mediante mutaciones beneficiosas y selección, cambios evolutivos similares a los que desde los orígenes de la civilización el hombre ha estado produciendo en las poblaciones de plantas cultivadas.

II) *Recombinación genética*

Se basa, principalmente, en el hecho de que los genes que se hallan en cromosomas diferentes pueden recombinarse al azar, de manera que en un nieto podemos encontrar genes de sus cuatro abuelos. Además, por *crossing-over* o entrecruzamiento cromosómico en la gametogénesis los cromosomas pueden intercambiar trozos entre sí.

La recombinación es muy importante porque permite la formación de individuos que reúnen características, y en última instancia genes, que se hallan aislados en sus diferentes antecesores. Tiene dos efectos opuestos desde el punto de vista evolutivo. Por un lado forma constantemente individuos con constituciones genéticas nuevas y por lo tanto aumenta la *flexibilidad genética* de la población o *adaptabilidad*. Por otro lado, hace disminuir la *aptitud o adaptación inmediata* de la población dado que muchas de las nuevas combinaciones genéticas son, por así decirlo, experimentos genéticos que conducen a fracasos adaptativos.

El grado de recombinación que ocurre en una población es tanto mayor cuanto mayor es el número de sus cromosomas y cuanto más intenso el *crossing-over*. Es el resultado de un balance entre las necesidades de adaptabilidad de la población y la pérdida de aptitud de algunos de sus miembros. De ahí que una vez logradas ciertas combinaciones de genes altamente adaptativas algunas poblaciones dispongan de ciertos mecanismos que reduzcan o supriman el *crossing-over* con el objeto de mantener esas combinaciones ventajosas de genes. Pueden citarse al respecto las inversiones cromosómicas, comunes en especies de *Drosophila*, las translocaciones de ciertas plantas, etc.

Dentro de la recombinación genética debemos mencionar la hibridación introgresiva, que consiste en el cruzamiento de dos especies muy afines seguida de repetidos cruzamientos con uno de los padres. En general, de los cruzamientos interespecíficos resultan híbridos por lo menos parcialmente estériles. Mediante repetidos cruzamientos de las formas híbridas con una de las especies progenitoras aumenta

$$\text{Especie de AA} \times \text{Especie BB} \longrightarrow \text{Híbrido AB}$$
$$\text{AB} \times \text{AA} \longrightarrow \text{A'B'}$$
$$\text{A'B'} \times \text{AA} \longrightarrow \text{A''B''}$$
$$\text{A''B''} \times \text{AA} \longrightarrow \text{A'''B'''}$$
$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$$
$$\ldots\ldots\ldots \longrightarrow \text{AA (pero con algunos genes de BB)}$$

la fertilidad, y pasan genes de una especie a la otra.

Como es fácil de comprender, de esta forma aumenta la variabilidad genética de la especie AA al ser enriquecida con genes de BB. Un nuevo equilibrio será necesario para la población que sufre la introgresión. Por *crossing-over* y recombinación aparecerán nuevos genotipos, algunos de ellos desventajosos, otros aptos para incursionar en medios de vida antes nunca explorados por la población. Esto ocurrirá especialmente cuanto hay habitats abiertos a la colonización como ocurre después de una glaciación, cambios orogénicos, incendios de bosques, modificaciones del ambiente producidas por el hombre, etc.

En los organismos que se producen asexualmente, o donde la recombinación genética ocurre raramente, como en los bacterios, el proceso de mutación es sumamente importante por ser el único que puede suministrar nueva variabilidad.

III) *Selección natural*

La gran obra de Darwin puede concretarse en dos aspectos. En primer lugar en su libro *El origen de las especies por medio de la Selección Natural* publicado hace un siglo (1859) reunió un cúmulo tan aplastante de datos geológicos, paleontológicos, embriológicos, anatómicos, morfológicos y biogeográficos, que a partir de esa fecha la evolución biológica no pudo ser negada sino por los dogmáticos.

Por otro lado, la generalización biológica más importante propuesta por Darwin fué la teoría de la Selección Natural. El principio de la selección natural fué esbozado vagamente por Empédocles (490-430 A. C.) quien afirmó que en el mundo vegetal y animal lo más perfecto es un desarrollo de lo menos perfecto y que en ese desarrollo es de importancia la *supervivencia del más apto*. Esta frase también fué usada por el filósofo Herbert Spencer, de quien la tomó Darwin.

Pero fué Darwin quien llevó la idea de la selección natural al nivel de teoría científica. El concepto original darwiniano de la selección natural estaba basado principalmente en la *preservación de diferencias y variaciones individuales favorables y la destrucción de aquellas desfavorables. Como nacen muchos más individuos de los que pueden sobrevivir y como, en consecuencia, hay frecuentemente una repetida lucha por la existencia se desprende que todo ser vivo, si varía aunque sea levemente en cualquier forma provechosa para sí, bajo las condiciones complejas —y a veces variables— de vida, tendrá una mejor probabilidad de sobrevivir, y entonces ser seleccionado naturalmente. Debido al fuerte principio de la herencia cualquier variedad seleccionada tenderá a propagar su nueva forma modificada* (Darwin, 1872). Si bien Darwin usó frases que implicaban a veces una lucha sangrienta, en realidad su concepto de selección natural y aptitud no estaba basado exclusivamente en la capacidad de *sobrevivir* sino también —aunque con menos énfasis— en el éxito de *dejar descendencia*. Como hace notar Lerner (1959) *aunque Darwin haya aceptado erróneamente el punto de vista de que la supervivencia es necesariamente la parte más importante de la selección natural él comprenrió que la esencia del proceso de la selección yace no sólo en la aptitud de un individuo en sobrevivir más largamente que otros sino también en su mayor capacidad para producir descendencia viva; esto es, no sólo en la supervivencia de individuos de una generación sino en la de grupos a través de un período de generaciones.*

La llamada *aptitud darwiniana* puede definirse, entonces, como la capacidad de un organismo para dejar descendientes.

¿Cómo actúa la selección? En las condiciones ideales del equilibrio de Hardy-Weinberg los portadores de distintos genes los trasmiten a las generaciones sucesivas en igual frecuencia. Pero si los portadores de un gen *A* sobreviven con mayor frecuencia o/y dejan más descendencia que los portadores del gen *a* las frecuencias de *A* aumentarán y las de *a* decrecerán. *La selección natural consiste en una perpetuación diferencial de genes de generación en generación.*

La supervivencia diferencial, la reproducción diferencial, o ambas, son motivadas por diferentes grados de adaptación

de los genotipos (1) a los ambientes en que viven.

El principio de selección natural, concebido por Darwin como el factor evolutivo más importante, fué aceptado por la mayoría de los biólogos, pero cuatro o cinco décadas más tarde sufrió el impacto del descubrimiento de las mutaciones por De Vries y la demostración de Johannsen (1909) de que la selección no es efectiva en una línea pura de organismos completamente homocigotas (2). Durante casi tres décadas la Teoría de la Mutación de De Vries, que establecía que las especies y razas se forman por bruscos saltos mutacionales fué considerada casi como un sustituto de la Teoría de la Selección Natural de Darwin. Pero en 1930 Fisher demostró que, dado que la frecuencia de mutación —como ya vimos— es muy baja, el establecimiento de un mutante en una población sólo podría ocurrir mediante la acción de la selección natural. En la actualidad la selección natural y sus efectos evolutivos no sólo han sido establecidos teóricamente, observados experimentalmente en el laboratorio y en la naturaleza, sino que han sido objeto de análisis cuantitativo.

— Es interesante citar al respecto algunos casos de mutaciones que se han establecido en poblaciones, en tiempos recientes, debido a la acción de la selección natural. Uno de los casos más fascinantes es el del *melanismo industrial*, que consiste en la difusión de formas oscuras en varias especies de polillas que habitan en Inglaterra y otras regiones de Europa occidental. En la especie *Biston Betularia*, la forma original manchada de gris y castaño, pasa desapercibida sobre los líquenes de la corteza de los árboles de las zonas rurales alejadas de centros industriales (Figura 1). Escapa así a la acción de los pájaros insectívoros. La forma melánica debida a una mutación dominante apareció en 1850 en Manchester por primera vez y a partir de entonces se ha hecho cada vez más frecuente en las zonas industriales. Como consecuencia de la contaminación del aire en las zonas industriales han desaparecido los líquenes de las cortezas de los árboles y en cambio se deposita el hollín. En estas zonas la forma melánica tiene una ventaja adaptativa (coloración protectora) sobre la forma clara y por selección natural se ha hecho más frecuente. Kettlewell (1955, 1961) ha realizado distintos experimentos en embos recientes (sin contaminar y contaminado) que prueban la eliminación selectiva del tipo de polilla que resalta más, practicada por los pájaros insectívoros.

Otro ejemplo que muestra la acción de la selección natural, aunque el agente selectivo no ha sido natural, es la difusión de razas resistentes de cochinilla roja (*Aonidiella aurantia*, Hemípteros) en las plantaciones de citrus del Sud de California. Después de muchos años de fumigaciones con ácido cianhídrico apareció una raza resistente a la dosis usual. Se comprobó que era debido a un gen con dominancia incompleta. Esta raza se extendió a otros condados pero todavía hay muchas zonas en las que sólo viven razas susceptibles.

IV) *Aislamiento*

Dentro de la especie los grupos de individuos que la integran pueden, por lo general, intercambiar genes libremente, por lo menos potencialmente, debido a que al cruzarse dejan descendencia fértil.

Cuando por cualquier razón, dentro de la especie, se produce un aislamiento entre grupos de individuos, comienza una separación que, por un proceso de evolución divergente, puede llevar gradualmente a la especiación, o sea, a la formación de especies diferentes.

Al quedar aisladas por mucho tiempo, cada una de las poblaciones puede comenzar a divergir por mutación, recombinación y selección natural, adaptándose al territorio en que vive en medio de condiciones de vida diferentes (alimentos, parásitos, competencia, etc.).

Las barreras que impiden el intercambio de genes entre individuos pertenecien-

(1) Genotipo es la constitución genética de un individuo.

(2) Homocigota es un individuo cuya constitución genética es AA o aa, en oposición al heterocigota de composición Aa. Un individuo completamente homocigota es aquel en el que todos sus genes, que se estiman en varios millares, son homocigotas.

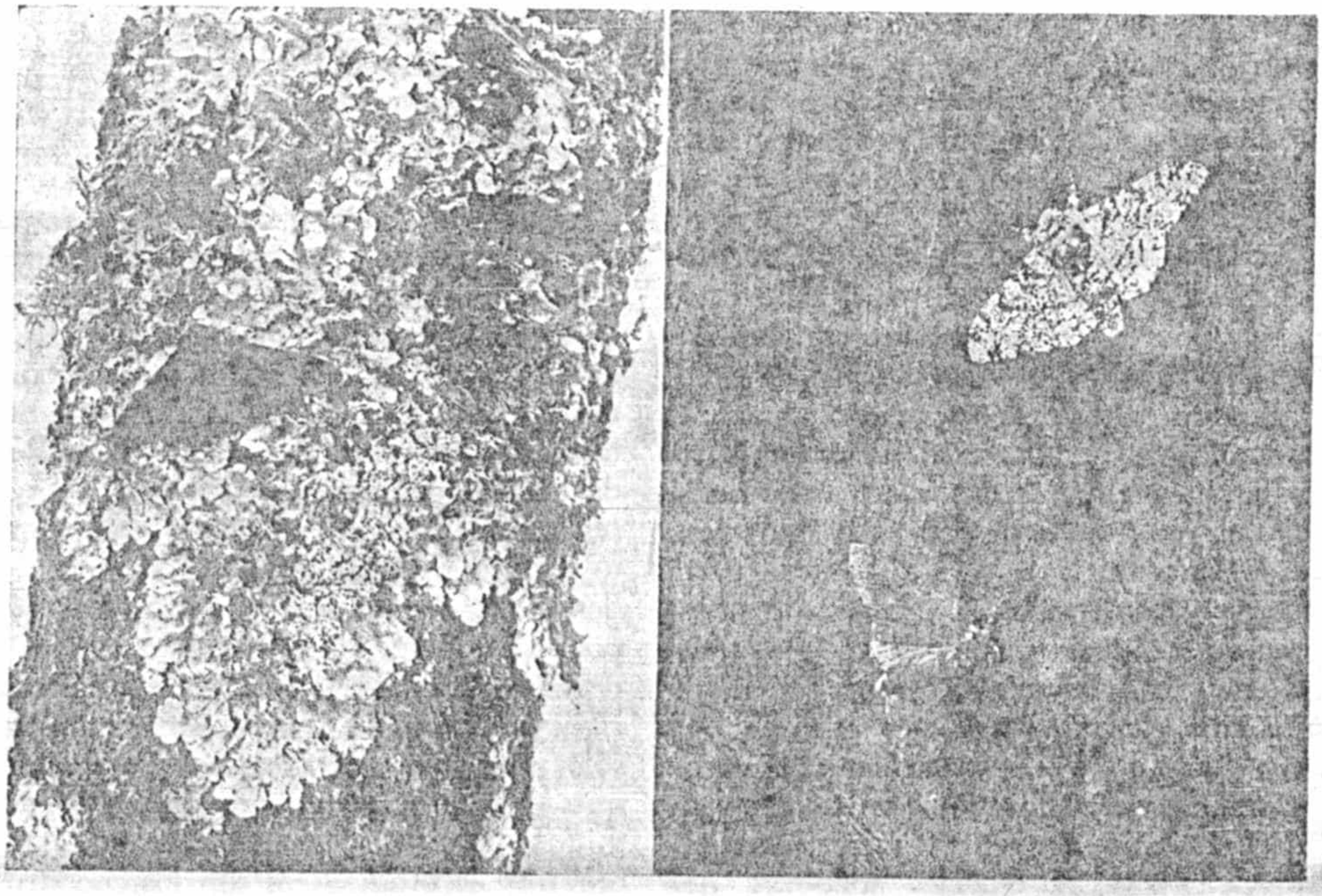

FIG. 1. — *Melanismo industrial en polillas. A la izquierda: una polilla "normal"* (Biston betularia) *junto a una forma melánica de la misma especie sobre un tronco liquenoso en Dorset (Sud de Inglaterra), zona libre de contaminación atmosférica. Con este fondo la forma clara es menos visible. A la derecha: ambos tipos de polillas en un tronco de roble en Birmingham, donde las emaciones de las chimeneas contaminan la atmósfera y matan los líquenes. El mutante melánico es menos visible sobre este fondo.* (Fotografías de Michael Lister, cortesía del Dr. H. B. D. Kettlewell, Dept. of Zoology, Oxford.)

tes a líneas evolutivas divergentes son de diferente naturaleza. Los tipos de aislamiento más importantes son:

1) *Geográfico*: Las poblaciones ocupan territorios diferentes.

Esto puede originarse por migraciones a otros continentes o a otras islas, o por cambios de la corteza terrestre en un área originalmente continua (nuevos sistemas montañosos, sumersión de conexiones intercontinentales, etc.).

2) *Genético*: El intercambio de genes está restringido o anulado debido a diferencias de naturaleza hereditaria.

Dentro de este tipo de aislamiento se pueden mencionar las siguientes categorías:

a. *Ecológico*: se produce cuando cada uno de los grupos se ha adaptado por selección natural a un medio diferente, como ocurre, por ejemplo, con razas o especies de plantas que viven en una misma montaña pero en diferente habitat (distinta altura sobre el nivel del mar, etc.).

b. *Estacional*: floración o actividad sexual en diferente época del año. Dos especies de pinos de California: *Pinus radiata* y *P. attenuata*, todavía muy afines, no se hibridan por florecer en distinta época.

c. *Sexual*: las hembras de una especie no aceptan los machos de otra.

d. *Imposibilidad de fertilización*: en plantas puede ser debida a la presión osmótica que impide la germinación del polen de otra especie, etc.

e. *Debilidad o inviabilidad de los híbridos*: los híbridos entre individuos de poblaciones diferentes no pueden desarrollarse o si lo hacen son débiles.

f. *Esterilidad*: los híbridos se desarro-

llan, a veces son muy vigorosos pero son estériles. Puede ser debida a interacción de genes que no armonizan, provenientes de ambos progenitores, o a diferencias en la estructura de los cromosomas de las especies progenitoras.

g. *Degeneración de la progenie híbrida*: los híbridos son vigorosos pero la segunda generación es débil, debido a combinaciones desventajosas de genes.

En general las especies están separadas por más de una barrera de aislamiento. El origen mismo de las barreras de aislamiento reproductivo se debe a mutación, recombinación y selección natural pero, una vez establecidas, coadyuvan con los procesos anteriores a canalizar la adaptación por vías diferentes. La aparición de una barrera de aislamiento reproductivo entre dos poblaciones determina el comienzo de una diferenciación genética específica pero para que ambas poblaciones alcancen el nivel de especies "maduras" deben diferenciarse también morfológica y ecológicamente.

V) *Desviaciones genéticas al azar*

La ley de Hardy-Weinberg establece que la frecuencia de los genes permanece constante de una generación a otra, siempre que la población sea infinitamente grande. En realidad, muchas poblaciones viven más o menos reproductivamente aisladas dentro de la especie. Estas poblaciones constan a veces de unas decenas o centenas de individuos. En otros casos, poblaciones que normalmente son de mayor tamaño pueden llegar a ser diezmadas por enemigos naturales u otras causas.

Como lo ha puesto de manifiesto Sewall Wright, en esas condiciones, las frecuencias de un gen *A* con respecto a otro *a* puede variar al azar, sin que intervenga la selección natural. Se producirían, así, desviaciones de una generación a otra, que de ser importantes podrían determinar la eliminación de uno de los genes y el establecimiento definitivo de su alternativa. Es posible que, de esta manera, muchas características de valor adaptativo neutro se hayan fijado en poblaciones diferentes de una misma especie.

Tipos de evolución

Estancamiento evolutivo y evolución rápida

Dentro del vasto y variado proceso evolutivo se pueden distinguir tipos o modalidades evolutivas. En cuanto al ritmo de la evolución, por ejemplo, el registro paleontológico nos demuestra que hay organismos que han permanecido fundamentalmente sin evolucionar durante millones de años. Estos *inmortales* o *fósiles vivientes* han sufrido un verdadero estancamiento evolutivo (braditelia) (Figura 2). Podemos citar entre muchos otros al braquiópodo *Lingula*, al crustáceo *Limulus*, al reptil *Sphenodon* y a la comadreja o zarigüeya *Didelphis*, cuyas formas actuales sólo muestran diferencias triviales con las que existieron hace 400, 200, 135 y 75 millones de años, respectivamente. Otros organismos braditélicos son los cocodrilos, la ostra (*Ostrea*) y algunas plantas como *Ginkgo* y *Sequoia*.

Por otro lado hay grupos en los que, en el curso de períodos relativamente breves, se han producido cambios evolutivos muy rápidos (taquitelia), a tal extremo que algunos han dejado pocos rastros en el registro paleontológico. Como ejemplos de evolución rápida podemos mencionar muchos grupos de mamíferos placentarios que evolucionaron rápidamente en el Terciario (caballos, etc.) y el hombre actual que es bastante diferente de *Australopithecus* que existió en Sudáfrica hace ½ - 1 millón de años. Sewall Wright ha demostrado, sobre la base de ciertas suposiciones, que la evolución es más rápida en una especie dividida en muchos grupos de unos pocos cientos de individuos reproductivamente aislados, entre sí, aunque no totalmente. Como hace notar Haldane (1949) estas fueron las condiciones imperantes en el hombre —y también probablemente con anterioridad en los hominídeos primitivos (*Australopithecus, Pithecanthropus*)— durante miles de centurias en el Paleolítico.

Poliploidía. Este tipo de evolución determina la formación abrupta de nuevas especies. Consiste, principalmente, en la producción de híbridos, a menudo muy vi-

FIG. 2. — *Animales que han permanecido evolutivamente estancados a través de largos períodos geológicos. De arriba a abajo: pez celacanto* (Latimeria), *crustáceo Limulus, zarigüeya joven* (Didelphis), *braquiópodo* Lingula, *y reptil* Sprenodon. *Las figuras no han sido dibujadas con la misma escala.* (Reproducido con permiso de Dobzhansky, 1955. Evolution Genetics and Man, J. Wiley and Sons, Inc.)

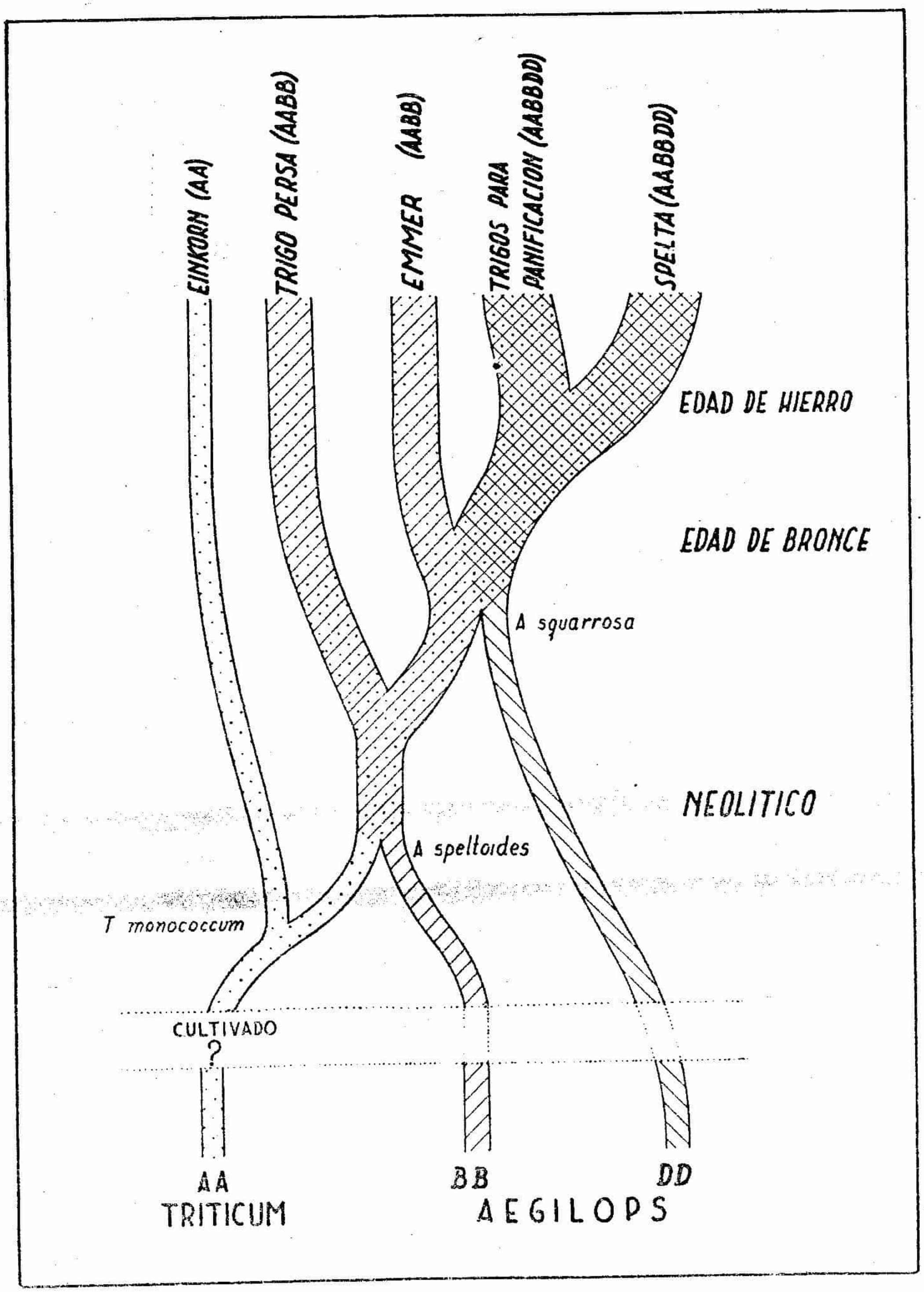

FIG. 3. — *Árbol genealógico de los trigos. Basado en Anderson (1952, Fig. 6) modificado por el autor de acuerdo a evidencia reciente reunida por Sarkar y Stebbins (1956) y Riley et al. (1958). Para simplificar la figura no se hacen llegar hasta nuestros días a* Aegilops speltoides *y* A. squarrosa.

gorosos pero estériles debido a la falta de homología o similitud entre los cromosomas de ambas especies progenitoras. Por duplicación del número de cromosomas (mutación natural) el híbrido estéril puede convertirse en poliploide fértil. La adquisición de fertilidad se deberá al hecho de que en su nueva condición contará con dos juegos de cromosomas idénticos.

La poliploidía es rara en los animales pero es frecuente en las plantas; alrededor de 1/3 de las Angiospermas (plantas vasculares superiores) son poliploides.

Muchas de nuestras plantas cultivadas son poliploides como el tabaco, el algodón, la papa, el trigo, etc. Entre los trigos existen especies con 14, 28 y 42 cromosomas que tienen dos, cuatro y seis juegos básicos de cromosomas y que denominamos diploides, tetraploides y hexaploides. Los trigos tetraploides se habrían originado por cruzamiento de *Triticum monococcum*, trigo diploide con *Aegilops speltoides*, una maleza de los trigales, seguida de duplicación de cromosomas (Sarkar y Stebbins, 1956); Riley, Unrau y Chapman (1938). Más tarde cruzamientos entre un trigo tetraploide y *Aegilops squarrosa*, seguida de duplicación cromosómica originó los trigos de panificación (hexaploides). En la figura 3 puede apreciarse el probable proceso en forma muy simplificada.

Se ha considerado brevemente el mecanismo, algunas características y algunos de los productos de la evolución biológica, magnífico proceso que ha dado origen a tantas y tan diversas formas de vida, algunas ya extintas, otras todavía florecientes. Sin embargo, las perspectivas de éstas con respecto a aquéllas no son en última instancia, infinitamente halagüeñas para la continuación ilimitada de la vida en nuestro planeta.

La vida depende del sol, fuente inmensa —pero finita— de energía que alguna vez, tal vez dentro de muchos millones de años, se extinguirá y con ello cesará la vida en la Tierra.

Bibliografía

Anderson, E.: *Introgressive hybridization*. 109 págs. New York (1949).

Anderson, E.: *Plants, man and life*. 245 págs. Boston (1952).

Anderson, E.: *Introgressive hybridization, Biological Reviews, 28*, 280-307 (1953).

Barnett, S. A. (Editor): *A century of Darwin*. 376 págs. Harvard Univ. Press (1958).

Beadle, G. W.: *Las bases físicas y químicas de la herencia*. 59 págs. Buenos Aires (1959).

Clausen, J.: *Stages in the evolution of plant species*. 206 págs. Ithaca (1951).

Darwin, C.: *The origin of species by means of natural selection*. 6th. edition (1872).

Dobzhansky, T.: *Genetics and the origin of species*. 364 págs. New York (1951).

Dobzhansky, T.: *Evolution, genetics and man*. 398 págs. New York (1955).

Fisher, R. A.: *The genetical theory of natural selection*. 2nd. rev. ed. 291 págs. New York (1958).

Haldane, J. B. S.: *Human evolution: Past and future, in Jepsen, G. L., E. Mayr y G. G. Simpson, Genetics, paleontology, and evolution*. págs. 405-418. Princeton (1949).

Kettlewell, H. B. D.: *Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, Heredity, 9*, 323-342 (1955).

Kettlewell, H. B. D. *The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera, Ann. Rev. Entomol., 6*, 245-262 (1961).

Le Gros Clark, W. E.: *The crucial evidence for human evolution. Proc. Amer. Phil. Soc., 103* (2), 159-172 (1959).

Lerner, I. M.: *The concept of natural selection: a centennial view. Proc. Amer. Phil, Soc., 103* (2), 173-182 (1959).

Mayr, E.: *Isolation as an evolutionary factor. Proc. Amer. Phil. Soc., 103* (2), 221-2030 (1959).

Muller, H. J.: *Radiation and human mutation*, Scientific American, November (1955).

Riley, R., J. Unrau y V. Chapman: *Evidence on the origin of the B genome of wheat, Journ. Hered, 49*, 91-98 (1958).

Sarkar, P. y Stebbins, G. L.: *Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat* (1956).

Schnack, B.: *Darwin y los conceptos modernos sobre evolución, Bol. Soc. Argent. Botánica, 7*, 167-179 (1959).

Simpson, G. G.: *The meaning of evolution*. 364 págs. New Haven (1949).

Simpson, G. G.: *The major features of evolution*, 434 págs. New York (1953).

Stebbins, G. L.: *Variation and evolution in plants*. 643 págs. New York (1950).

Stebbins, G. L.: *The synthetic approach to problems of organic evolution, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 24*, 305-311 (1959).